

ISSN 0044-5134

• АКАДЕМИЯ НАУК СССР •

Зоологический журнал



том LXI
вып. 11



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1982

УДК 599.323.4 : 591.158.1

**ГИБРИДИЗАЦИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ФОРМ В ГРУППЕ ПАМИРСКОЙ (*MICROTUS JULDASCHI*)
И АРЧЕВОЙ (*M. CARRUTHERSI*) ПОЛЕВОК****В. Н. БОЛЬШАКОВ, А. В. ПОКРОВСКИЙ, И. А. КУЗНЕЦОВА, И. А. ВАСИЛЬЕВА,
Т. П. КОУРОВА**

Комплексные исследования памирских и арчевых полевок из нескольких точек ареала показали, что взаимоотношения форм в этой группе сложнее, чем представлялось до сих пор (вид — подвид). По-видимому, мы имеем дело с видом в процессе дифференциации, а некоторые из этих форм представляют собой виды на разных стадиях процесса становления.

Как было показано ранее (Гилева и др. 1982), значительная хромосомная дифференциация форм полевок в группе *juldaschi—carruthersi* нередко сопровождается нарушениями сперматогенеза. В данном случае для вывода о степени дивергенции форм группы памирской и арчевой полевок цитогенетические показатели должны использоваться лишь в комплексе с результатами изучения межпопуляционной изменчивости и степени репродуктивной изоляции. В настоящей статье приводятся результаты таких исследований.

Гибридизация. Для определения степени генеративной изоляции между изученными формами была проведена серия гибридологических экспериментов, включавшая гибридизацию в реципрокных вариантах всех исходных форм между собой, скрещивание гибридов I поколения и все варианты возвратных скрещиваний. Всего было проведено 36 вариантов скрещиваний. Общий объем экспериментов и их результаты представлены в табл. 1 и 2.

Результаты скрещивания форм из мест описания видов были опубликованы ранее (Покровский и др., 1973).

Как показали результаты экспериментов, при скрещивании исходных форм не происходит снижения плодовитости: во всех вариантах средняя численность помета либо приближается к таковой у наиболее плодотворной из скрещиваемых форм, либо имеет промежуточное значение. Самая низкая средняя численность помета, как видно из табл. 1 (2,19), получена при скрещивании самца арчевой полевки с Туркестанского хребта и самки из Аксу-Джабаглы. Однако этот результат статистически достоверно не отличается от средней численности помета материнской формы.

Оба реципрокных варианта гибридов между памирской полевкой и арчевой полевкой с Туркестанского хребта полностью плодотворны. Гистологический анализ показал, что сперматогенез у гибридных самцов этих вариантов идет без каких-либо нарушений. Мы не можем объяснить, чем вызвано достоверное снижение численности помета при скрещивании гибридов I поколения от самца арчевой полевки с Туркестанского хребта и самки памирской полевки, тем более, что в возвратных скрещиваниях и самцы и самки этого варианта приносят пометы, средняя численность которых не ниже, чем у любой из исходных форм.

Таблица 1

Результаты гибридизации разных форм полевков

Формы	Варианты скрещивания	Число посаженных пар	Число размножившихся	Число пометов, п	Средн. численность помета
Чистые	A — <i>M. carruthersi</i> (Аксу-Джабаглы)	—	—	409	2,39 ± 0,04
	T — <i>M. carruthersi</i> (Туркестанский хребет)	—	—	194	3,14 ± 0,09
	K — <i>M. juldaschi</i>	—	—	474	3,42 ± 0,05
P	♂T × ♀K	18	16	48	3,60 ± 0,19
	♂K × ♀T	21	18	50	3,34 ± 0,20
	♂A × ♀T	13	10	30	2,83 ± 0,20
	♂T × ♀A	11	8	27	2,19 ± 0,19
	♂K × ♀A	21	16	39	2,50 ± 0,15
	♂A × ♀K	20	15	56	3,25 ± 0,19
F ₁	♂(♂T × ♀K) × ♀(♂T × ♀K)	7	6	17	2,41 ± 0,19
	♂(♂K × ♀T) × ♀(♂K × ♀T)	7	7	22	3,23 ± 0,32
	♂(♂A × ♀T) × ♀(♂A × ♀T)	5	—	—	—
	♂(♂T × ♀A) × ♀(♂T × ♀A)	2	—	—	—
	♂(♂K × ♀A) × ♀(♂K × ♀A)	4	1	2	1
	♂(♂A × ♀K) × ♀(♂A × ♀K)	4	—	—	—

Таблица 2

Результаты возвратных скрещиваний гибридных потомков памирской и арчевой полевков

Гибриды	Вариант скрещивания	Число посаженных пар	Число размножившихся пар	Число пометов, п	Средняя численность помета
Г(♂T × ♀K)	♂(♂T × ♀K) × ♀K	7	5	10	3,50 ± 0,27
	♂(♂T × ♀K) × ♀T	6	4	8	3,88 ± 0,44
	♂K × ♀(♂T × ♀K)	5	5	12	3,08 ± 0,43
	♂T × ♀(♂T × ♀K)	6	5	11	3,36 ± 0,28
Г(♂K × ♀T)	♂(♂K × ♀T) × ♀K	4	4	13	3,08 ± 0,31
	♂(♂K × ♀T) × ♀T	5	5	13	3,00 ± 0,20
	♂K × ♀(♂K × ♀T)	6	6	14	3,71 ± 0,25
	♂T × ♀(♂K × ♀T)	5	5	10	4,20 ± 0,53
Г(♂A × ♀T)	♂(♂A × ♀T) × ♀A	5	—	—	—
	♂(♂A × ♀T) × ♀T	2	—	—	—
	♂A × ♀(♂A × ♀T)	5	5	7	1,57 ± 0,29
	♂T × ♀(♂A × ♀T)	5	4	8	1,13 ± 0,23
Г(♂T × ♀A)	♂(♂T × ♀A) × ♀A	5	—	—	—
	♂(♂T × ♀A) × ♀T	3	—	—	—
	♂A × ♀(♂T × ♀A)	4	3	4	2,75 ± 0,25
	♂T × ♀(♂T × ♀A)	5	5	5	3,40 ± 0,51
Г(♂K × ♀A)	♂(♂K × ♀A) × ♀K	2	—	—	—
	♂(♂K × ♀A) × ♀A	2	—	—	—
	♂K × ♀(♂K × ♀A)	6	6	11	2,18 ± 0,33
	♂A × ♀(♂K × ♀A)	11	7	9	1,78 ± 0,22
Г(♂A × ♀K)	♂(♂A × ♀K) × ♀K	3	—	—	—
	♂(♂A × ♀K) × ♀A	4	—	—	—
	♂K × ♀(♂A × ♀K)	5	4	11	1,64 ± 0,28
	♂A × ♀(♂A × ♀K)	7	6	11	1,27 ± 0,14

Как видно из приведенных данных (табл. 1), резко отличаются результаты скрещивания гибридов I поколения, полученных от двух упомянутых выше форм и арчевых полевков из Аксу-Джабаглы: в трех вариантах скрещиваний из четырех не было получено ни одного помета. Лишь в одном варианте при скрещивании гибридов от самца памирской полевки и самки арчевой из Аксу-Джабаглы в одной паре (из четырех) было получено два помета по одному детенышу. В восьми вариантах

скрещиваний все гибридные самцы этих вариантов оказались бесплодны, а самки — плодовиты.

Все самки обоих реципрокных вариантов гибридов от скрещивания двух форм арчевых полевков плодовиты во всех вариантах возвратных скрещиваний. Однако средняя численность помета гибридных самок находится, как видно из приведенных данных, в зависимости от реципрокного варианта: у самок, полученных от самок арчевой полевки с Туркестанского хребта (19 пометов), она не превышает значения этого показателя для наименее плодовитой из родительских форм, тогда как у самок, родившихся от самки арчевой полевки из Аксу-Джабаглы (13 пометов), она или промежуточна по значению или близка к таковой у наиболее плодовитой формы.

При возвратном скрещивании гибридных самок от памирской полевки и арчевой из Аксу-Джабаглы средняя численность помета у самок от самки арчевой полевки достоверно не отличается от таковой материнской формы; численность помета самок от самки памирской полевки достоверно и значительно ниже этого показателя для всех исследованных форм и наиболее низка для всех вариантов скрещиваний. Возможно, этот результат следует рассматривать как свидетельство более далекого генетического расхождения арчевой полевки из Аксу-Джабаглы и памирской по сравнению с двумя формами арчевых полевков.

Краниометрическая характеристика и окраска. Для краниометрической характеристики использовано 225 черепов исходных форм полевков и 170 черепов гибридов от различных вариантов скрещивания. Число измеренных экземпляров в каждой отдельной выборке приводится в таблицах. Сравнивали черепа 3-месячных зверьков. Отсутствие полового диморфизма в краниометрических показателях позволяет анализировать черепа самцов и самок вместе.

Наряду с традиционным методом попарного сравнения форм по отдельным краниометрическим показателям в работе применен один из методов многомерного статистического анализа — метод дивергенции (Андерсон, 1963; Рао, 1968), позволяющий оценить различие сравниваемых выборок по комплексу признаков. Полное значение средней дивергенции $J(1:2)$ между двумя выборками выражается суммой двух компонентов: первый $J(1:2; m)$ обусловлен различием популяционных средних векторов в P -мерном пространстве признаков; второй $J(1:2; s)$ — различием ковариационных матриц, т. е. ориентацией облаков рассеивания значений признаков в этом пространстве; в случае равенства ковариационных матриц $J(1:2) = J(1:2; m) = D^2$, где D^2 — расстояние Махаланобиса. Проведение канонического анализа (Blackith, Reyment, 1971) позволило представить изучаемые средние в пространстве меньшей размерности.

Сравнение краниометрических показателей. По абсолютным значениям девяти изученных промеров черепа и основным пропорциям все пять форм полевков довольно близки (табл. 3), однако по многим показателям различия между ними статистически достоверны. Полного совпадения по всем признакам не отмечено ни в одной из пар сравнения. В целом самым крупным черепом обладает памирская полевка из окрестностей оз. Каракуль. Наименьшие значения всех взятых промеров, как правило, наблюдаются у арчевой полевки из заповедника Аксу-Джабаглы. Гиссарская форма арчевой полевки хотя и близка к таласской форме, но характеризуется несколько большими размерами черепа. Памирская и арчевая полевки из мест описания (памирская — Чечекты, арчевая — Гиссарский хребет) совпадают по четырем показателям (кондилобазальной длине, длине лицевого отдела, длине диастемы и высоте черепа). По остальным признакам памирская полевка имеет несколько более высокие значения, кроме межглазничного промежутка, который шире у арчевой полевки. Эти различия в абсо-

Таблица 3

Краниометрические признаки памирских и арчевых полевков

Формы	Число зверьков	Пска-затели	Кондло-базальная длина	Длина лицевой части	Длина мозговой части	Длина двастемы	Длина верхнего ряда коренных	Межглазничная ширина	Скуловая ширина	Высота черепа	Наибольшая ширина
Памирская, Чечек-ты	56	$M \pm m$ C_v ind	24,7 ± 0,09 2,56 —	14,8 ± 0,05 2,56 59,9	9,9 ± 0,05 3,76 40,0	7,7 ± 0,04 3,57 31,1	5,8 ± 0,02 3,07 23,4	3,8 ± 0,02 3,05 15,2	14,4 ± 0,06 3,02 58,1	8,8 ± 0,03 2,25 35,7	12,0 ± 0,05 3,14 48,6
Памирская, Кара-куль	50	$M \pm m$ C_v ind	25,1 ± 0,08 2,16 —	15,3 ± 0,05 2,17 60,8	9,8 ± 0,05 3,63 39,2	8,0 ± 0,04 3,63 31,9	6,0 ± 0,03 2,92 23,9	4,0 ± 0,02 2,91 16,0	14,7 ± 0,05 2,47 58,6	9,1 ± 0,03 2,47 36,2	12,4 ± 0,04 2,04 49,2
Арчевая, Гиссарский хребет	43	$M \pm m$ C_v ind	24,4 ± 0,10 2,68 —	14,6 ± 0,07 3,06 60,1	9,7 ± 0,05 3,61 40,0	7,8 ± 0,05 4,12 31,9	5,8 ± 0,03 3,19 22,8	3,9 ± 0,02 5,53 15,9	14,1 ± 0,08 3,43 58,0	8,7 ± 0,03 2,39 35,7	11,7 ± 0,06 3,33 48,1
Арчевая, Аксу-Джабаглы	33	$M \pm m$ C_v ind	23,7 ± 0,09 2,36 —	14,2 ± 0,05 2,17 59,7	9,6 ± 0,06 3,57 40,3	7,5 ± 0,04 2,69 31,4	5,5 ± 0,03 3,37 23,0	3,8 ± 0,02 3,14 15,9	13,8 ± 0,07 2,91 58,1	8,5 ± 0,04 2,52 35,7	11,7 ± 0,06 2,72 49,5
Арчевая, Туркестанский хребет	43	$M \pm m$ C_v ind	24,8 ± 0,13 3,51 —	14,9 ± 0,07 3,31 59,8	10,0 ± 0,07 4,50 40,2	7,7 ± 0,05 4,15 30,8	5,9 ± 0,04 4,09 23,9	3,9 ± 0,02 3,37 15,5	14,9 ± 0,09 3,77 60,0	9,1 ± 0,06 3,89 36,7	12,2 ± 0,06 3,12 49,2

Таблица 4

Значения информационной дивергенции между формами памирских и арчевых полевок по комплексу краниометрических показателей

Сравниваемые формы*	1	2	3	4	5
1	—	2,88	3,02	7,18	4,16
2	4,12	—	8,85	20,19	3,34
3	4,58	10,64	—	2,76	7,86
4	7,95	22,26	4,70	—	10,87
5	6,41	6,07	9,76	12,95	—

* 1—5—как на рис. 1. Под диагональным просветом—полные значения средней дивергенции; над просветом—значения компонента, обусловленного различием популяционных средних векторов.

лютом выражении невелики и вполне сравнимы с межпопуляционными различиями у памирской полевки (памирская, Чечекты — памирская, Каракуль). Арчевая полевка с Туркестанского хребта имеет довольно крупный череп, совпадающий по большинству показателей с обеими формами памирской полевки.

В табл. 4 приведены значения информационной дивергенции между названными формами полевок по комплексу краниологических признаков (использовались: кондильобазальная длина, длина диастемы, длина верхнего ряда коренных, скуловая ширина и высота черепа). Значения дивергенции достоверны во всех случаях. Применение канонического анализа позволило графически изобразить дистанцию между сравниваемыми выборками в пространстве канонических осей (рис. 1). Наиболее удалены в этом пространстве арчевая полевка из заповедника Аксу-Джабаглы и памирская полевка из окрестностей оз. Каракуль. Гиссарская форма занимает промежуточное положение, а туркестанская располагается ближе к группе памирских полевок, чем к группе арчевых.

Гибриды в первых трех вариантах скрещивания (памирские — арчевые) по большинству краниологических признаков приближаются к памирским полевам, характеризующимся более крупным черепом (табл. 5). В ряде случаев гибриды превосходят памирских полевок, проявляя гетерозис по размерам черепа при сохранении средних пропорций. Наиболее явно гетерозис проявляется у гибридов от скрещивания самки арчевой полевки из заповедника Аксу-Джабаглы с самцом памирской полевки из окрестностей оз. Каракуль, а также самки памирской (оз. Каракуль) с самцом арчевой (Туркестанский хребет). В случае скрещивания двух форм арчевых полевок гибриды по большинству краниологических признаков совпадают с туркестанской формой.

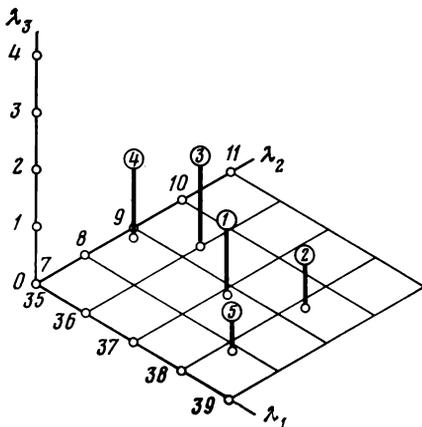


Рис. 1. Проекция векторов средних значений краниометрических показателей памирских и арчевых полевок в пространстве трех канонических переменных (λ_1 —54,5, λ_2 —24,0, λ_3 —17,3): *M. juldashi*: 1—Чечекты, 2—оз. Каракуль; *M. carruthersi*: 3—Гиссарский хребет, 4—Аксу-Джабаглы, 5—Туркестанский хребет

Таблица 5

Краниометрические признаки гибриды памирских и арчевых полевков в различных вариантах скрещивания

Варианты скрещиваний	Показатель	Кондило-базальная длина	Длина лицевой части	Длина мозговой части	Длина диафизма	Длина верхнего ряда коренных	Межглазничная ширина	Скуловая ширина	Высота черепа	Наибольшая ширина
1. Памирская, Чечекты X Арчевая, Гиссарский хребт (n=22)	$M \pm m$	$25,0 \pm 0,16$	$15,1 \pm 0,10$	$9,9 \pm 0,08$	$8,0 \pm 0,08$	$5,7 \pm 0,03$	$3,9 \pm 0,13$	$14,3 \pm 0,13$	$9,0 \pm 0,06$	$12,3 \pm 0,07$
	C_v ind	2,88 —	3,09 60,5	3,90 39,6	4,75 31,9	3,24 23,0	3,99 15,4	4,13 57,2	3,25 36,1	2,71 49,2
2. Памирская, Каракуль X Арчевая, Аксу-Джабглы: от самки памирской (n=46)	$M \pm m$	$24,9 \pm 0,10$	$15,1 \pm 0,06$	$9,8 \pm 0,05$	$8,0 \pm 0,04$	$5,9 \pm 0,03$	$3,9 \pm 0,02$	$14,4 \pm 0,06$	$9,0 \pm 0,04$	$12,2 \pm 0,06$
	C_v ind	2,60 —	2,82 60,6	3,09 39,2	3,65 31,9	3,46 23,5	2,96 15,6	2,61 57,8	2,79 36,0	3,19 48,7
от самки арчевой (n=15)	$M \pm m$	$26,1 \pm 0,19$	$15,8 \pm 0,12$	$10,3 \pm 0,12$	$8,5 \pm 0,07$	$6,1 \pm 0,04$	$3,89 \pm 0,04$	$15,2 \pm 0,12$	$9,1 \pm 0,07$	$12,7 \pm 0,09$
	C_v ind	2,71 —	2,91 60,6	4,24 39,4	2,95 32,5	2,70 23,3	3,49 14,9	2,87 58,4	2,77 35,0	2,66 48,6
3. Памирская, Каракуль X Арчевая, Туркестанский хребт: от самки памирской (n=15)	$M \pm m$	$26,3 \pm 0,18$	$15,9 \pm 0,10$	$10,4 \pm 0,17$	$8,4 \pm 0,06$	$6,0 \pm 0,05$	$3,95 \pm 0,03$	$15,6 \pm 0,15$	$9,3 \pm 0,06$	$12,8 \pm 0,09$
	C_v ind	2,53 —	2,40 60,4	6,08 39,5	2,78 31,8	2,97 23,0	2,51 15,0	3,58 59,2	2,20 35,5	2,75 48,7
от самки арчевой (n=21)	$M \pm m$	$25,9 \pm 0,12$	$15,4 \pm 0,09$	$10,3 \pm 0,08$	$8,0 \pm 0,05$	$6,1 \pm 0,05$	$3,8 \pm 0,02$	$14,8 \pm 0,10$	$9,2 \pm 0,06$	$12,4 \pm 0,07$
	C_v ind	2,06 —	2,44 59,8	3,56 40,2	2,78 31,2	3,66 23,5	2,70 14,8	2,99 57,5	2,60 35,8	2,23 48,2
Второе поколение (n=28)	$M \pm m$	$25,2 \pm 0,14$	$15,1 \pm 0,09$	$10,2 \pm 0,08$	$7,9 \pm 0,06$	$5,9 \pm 0,04$	$3,8 \pm 0,03$	$14,7 \pm 0,10$	$9,0 \pm 0,08$	$12,3 \pm 0,07$
	C_v ind	2,92 —	3,16 59,8	3,99 40,3	4,19 31,4	3,63 23,3	4,25 15,1	3,66 58,1	4,44 35,5	3,14 48,6
4. Арчевая, Аксу-Джабглы X Арчевая, Туркестанский хребт (n=23)	$M \pm m$	$25,0 \pm 0,09$	$15,2 \pm 0,09$	$9,8 \pm 0,06$	$8,1 \pm 0,06$	$5,9 \pm 0,04$	$3,9 \pm 0,03$	$14,6 \pm 0,08$	$9,2 \pm 0,05$	$12,2 \pm 0,06$
	C_v ind	1,65 —	2,77 60,9	2,78 39,1	3,37 32,4	3,28 23,5	3,18 15,5	2,60 58,3	2,24 36,8	2,39 49,0

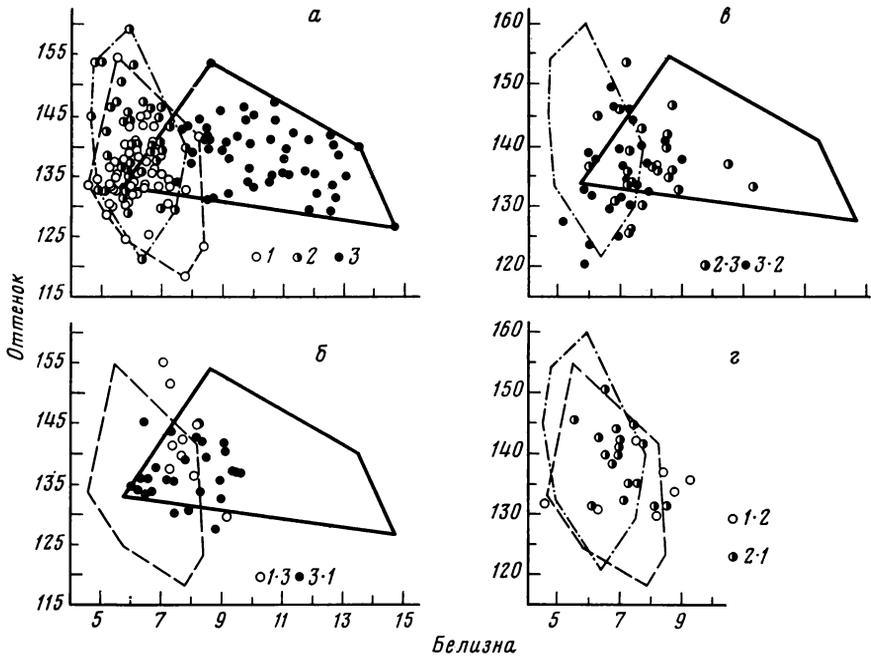


Рис. 2. Колориметрические характеристики окраски арчевых и памирских полевок (а) и гибридов (б, в, з): а — *M. carruthersi* (1; Аксу-Джабаглы, $n=52$), *M. carruthersi* (2; Туркестанский хребет, $n=42$), *M. juldaschi* (3; $n=52$); б — *M. juldaschi* × *M. carruthersi* (Аксу-Джабаглы); 1×3 — от ♀ *M. carruthersi* ($n=9$), 3×1 — от ♀ *M. juldaschi* ($n=27$); в — *M. juldaschi* × *M. carruthersi* (Туркестанский хребет); 2×3 — от ♀ *M. carruthersi* ($n=22$), 3×2 — от ♀ *M. juldaschi* ($n=26$); з — *M. carruthersi* (Аксу-Джабаглы) × *M. carruthersi* (Туркестанский хребет); 1×2 — от ♀ *M. carruthersi* (Аксу-Джабаглы, $n=7$), 2×1 — от ♀ *M. carruthersi* (Туркестанский хребет, $n=17$)

Ранее нами было показано (Большаков и др., 1980), что сравниваемые формы полевок в целом имеют сходное строение зубной системы, несмотря на некоторые особенности M_1 , имеющиеся у таласской формы. Однако изменчивость признаков строения зубов (а именно M^3) неодинакова в различных вариантах скрещивания. Если гибриды первого варианта скрещивания (памирская, Чечекты — арчевая, Гиссарский хребет) по характеру изменчивости M^3 принципиально не отличаются от родительских форм, то в двух других вариантах (соответственно: памирская, Каракуль — арчевая, Аксу-Джабаглы и арчевая, Аксу-Джабаглы — арчевая, Туркестанский хребет) у гибридов резко возрастает доля зубных форм, отличающихся наибольшей сложностью жевательной поверхности (до 50—70%). Эти данные, по-видимому, также, с одной стороны, свидетельствуют в пользу наибольшей обособленности таласской формы, с другой, — говорят о большей близости туркестанской формы к памирским полевам, чем к арчевой.

Окраска. Для определения окраски как исходных форм, так и гибридов взяты шкурки летних взрослых животных без признаков линьки, т. е. того периода, к которому относятся полевые материалы почти всех авторов, работавших в высокогорных районах Средней Азии. Использован метод объективной оценки окраски с помощью фотоколориметра по двум параметрам — белизне и показателю оттенка.

Полученные средние колориметрические характеристики окраски всех исследованных форм приведены в табл. 6. На графике (рис. 2) точками обозначены показатели окраски каждой отдельной особи памирской полевки, арчевой полевки из заповедника Аксу-Джабаглы и арчевой полевки с Туркестанского хребта, что позволяет наглядно предста-

Колориметрические характеристики окраски исследованных форм полевок и их гибридов

Формы и варианты скрещиваний	n	Белизна	Показатель оттенка
<i>M. juldaschi</i> (оз. Каракуль)	52	10,22±0,254	138,71±0,763
<i>M. carruthersi</i> (Аксу-Джабаглы)	52	6,24±0,113	135,53±0,818
<i>M. carruthersi</i> (Туркестанский хребет)	42	6,12±0,114	140,36±1,263
♀ <i>M. carruthersi</i> (Аксу-Джабаглы) × ♂ <i>M. juldaschi</i>	9	7,78±0,217	142,24±2,605
♀ <i>M. juldaschi</i> × ♂ <i>M. carruthersi</i> (Аксу-Джабаглы)	27	7,85±0,218	137,20±0,868
♀ <i>M. carruthersi</i> (Туркестанский хребет) × ♂ <i>M. juldaschi</i>	22	7,95±0,265	137,17±1,351
♀ <i>M. juldaschi</i> × ♂ <i>M. carruthersi</i> (Туркестанский хребет)	26	6,97±0,183	134,67±1,417
♀ <i>M. carruthersi</i> (Аксу-Джабаглы) × ♂ <i>M. carruthersi</i> (Туркестанский хребет)	7	7,47±0,612	134,39±1,661
♀ <i>M. carruthersi</i> (Туркестанский хребет) × ♂ <i>M. carruthersi</i> (Аксу-Джабаглы)	17	7,00±0,177	139,37±1,380

вить пределы варьирования окраски каждой из исследованных форм. Обе формы арчевой полевки одинаковы по среднему значению белизны, но достоверно различаются по показателю оттенка; памирская полевка имеет достоверно более светлую (белизна) окраску, но по показателю оттенка занимает промежуточное положение.

На рис. 2, б, в, г, демонстрирующем окраску гибридов, контурами обозначены пределы варьирования окраски исходных форм. Можно видеть, что гибриды во всех случаях занимают промежуточное положение и практически не выходят за пределы варьирования окраски исходных форм.

Итак, гибридологические исследования и изучение морфологических особенностей форм в группе памирской и арчевой полевок свидетельствуют о разной степени дивергенции между ними. Разграничение этих форм затруднено из-за отсутствия четких морфологических различий.

Таким образом, исследования с применением комплекса методов (дифференциальная окраска хромосом, гибридизация форм из различных точек видовых ареалов, анализ межпопуляционной изменчивости) показали, что взаимоотношения форм полевок в группе *juldaschi* — *carruthersi* значительно сложнее, чем это представлялось нам ранее (Большаков и др., 1969). Очевидно, под видовыми названиями памирской и арчевой полевок скрывается целый ряд форм различной степени дивергенции и репродуктивной изоляции, границы между которыми возможно выявить лишь при всестороннем исследовании памирской и арчевой полевок по всему ареалу. Полученные материалы позволяют достаточно обоснованно утверждать, что в данном случае мы имеем дело с группой форм, связанных общностью происхождения, на разном уровне дифференциации; возможно, что некоторые из этих форм представляют собой виды на разных стадиях процесса становления.

Дальнейшее изучение группы памирской и арчевой полевок, помимо целей таксономии, имеет огромный интерес для познания процессов микроэволюции и видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

- Андерсон Т., 1963. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Гос. изд-во физ.-мат. лит-ры, 1—500.
- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г., 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1—207.
- Большаков В. Н., Россолимо О. Л., Покровский А. В., 1969. Систематический статус памиро-алайских горных полевок группы *Microtus juldaschi* (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. ж., 48, 7, 1079—1089.
- Гилева Э. А., Большаков В. Н., Черноусова Н. Ф., Мамина В. П., 1982. Цитогенетическая дифференциация форм в группе памирской (*Microtus juldaschi*) и арчевой (*M. carruthersi*) полевок и данные об их репродуктивной изоляции.— Зоол. ж., 61, 6, 912—922.
- Покровский А. В., Гилева Э. А., Ищенко В. Г., Михалев М. В., 1973. Экспериментальные исследования памирской и арчевой полевок и их гибридов.— В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Тр. Ин-та экол. раст. и животн. Уральск. научн. центра АН СССР, 86. Свердловск, 19—40.
- Рао С. Р., 1968. Линейные статистические методы и их применение.— М.: Наука, 1—547.
- Blackith R. E., Reyment R. A., 1971. Multivariate morphometrics. London — N. Y.: Acad. Press, 1—390.

Институт экологии растений
и животных Уральского научного центра
Академии наук СССР (Свердловск)

Поступила в редакцию
26 ноября 1981 г.

HYBRIDIZATION AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF FORMS IN THE *MICROTUS JULDASCHI* AND *M. CARRUTHERSI* GROUPS

V. N. BOLSHAKOV, A. V. POKROVSKY, I. A. KUZNETZOVA, I. A. VASILIEVA, T. P. KOUROVA
Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Science Center of the USSR Academy
of Sciences (Sverdlovsk)

Summary

Complex studies of *Microtus juldaschi* and *M. carruthersi* from several regions of the range have shown that interrelations of forms within this group are much more complicated than was considered until now (species — subspecies). In this case we appear to deal with the species in the process of its differentiation and some of these forms represent species at different stages of their formation.